

УДК 582.284:574.22

М. А. Сафонов**Субстратная специализация дереворазрушающих грибов и её локальное варьирование**

В статье обсуждаются существующие подходы к феномену субстратной специализации дереворазрушающих грибов и даётся оценка их объективности. Рассмотрен феномен локальной специализации как форма специфической реакции некоторых видов на конкретные условия среды.

Ключевые слова: дереворазрушающие грибы, субстратная специализация, стенотрофы, эвритрофы, локальный стенотрофизм.

Важнейшим типом структуры, выступающим в качестве базового для многих других структурных характеристик микоценозов, является трофическая структура. Под трофической структурой мы понимаем определённое участие в сообществах ксилотрофных грибов видов с разными «требованиями» к свойствам субстрата — древесины [13]. Изучение этой структуры — наиболее важный компонент изучения деструктивной активности, а также других аспектов экологии ксилотрофных грибов [2, 3, 5, 9, 10, 16, 18].

Можно выделить три основные характеристики субстрата, определяющие разные аспекты субстратной специализации: принадлежность субстрата к тому или иному роду древесных растений; состояние субстрата; размеры субстрата. П. В. Гордиенко [6] несколько иначе определяет характеристики, значимые для специализации грибов: систематическая принадлежность древесных пород, пространственное положение субстрата, стадия его разложения и объём. В большинстве случаев под субстратной специализацией понимают приуроченность плодовых тел гриба к субстрату определённого рода древесных растений.

Основой явления субстратной специализации грибов является комплекс причин: способ распространения, ферментовооруженность, отношение к веществам древесины и коры, исторически сложившаяся связь с деревом-хозяином [2, 4, 18]. Хотя конкретные механизмы, обеспечивающие субстратную специализацию, до настоящего времени не выяснены, тем не менее данная избирательность определена филогенетически, как результат коэволюции растений и грибов [9, 10, 23, 24].

На наш взгляд, суть феномена субстратной специализации грибов можно определить как существование у видов ксилотрофных грибов определённой гарнитуры ферментов [20], комплиментарной биохимическому составу древесины определённого рода или группы родов древесных растений, сформированной в результате сопряженной эволюции компонентов системы «дерево — гриб».

Специализация видов ксилотрофных грибов к обитанию на древесине определённых родов растений как одна из характеристик их трофической ниши складывается из двух составляющих: наличие и выраженность у видов специализации к обитанию на древесине определённого рода древесных растений; широта и другие особенности общего спектра древесных растений, продуцирующих субстрат для ксилотрофных грибов.

По отношению к первой составляющей — специализации — можно выделить три категории видов:

1. Виды, у которых хорошо выражен субстратный преферендум — древесина определённого рода растений.

© Сафонов М. А., 2013

2. Виды, для которых можно выделить группы родов, являющихся субстратным преферендумом.

3. Виды, у которых отсутствует выраженный субстратный преферендум.

К первой группе можно отнести такие высокоспециализированные виды, как *Daedalea quercina*, *Daedaleopsis septentrionalis*, *Fistulina hepatica*, *Inocutis dryophila*, *Phellinus termitum*, *Piptoporus betulinus* и др. Эти виды на большей части ареала или в пределах всего ареала заселяют (предпочтительно или исключительно) древесину определённого рода древесных растений. Специализация вида на деструкции древесины определённого рода древесного растения совсем не обязательно является признаком стенотрофизма. Разумеется, стенотрофизм — это крайняя степень специализации, но в той или иной степени специализация существует и у видов, которые условно называют эвритрофами. Понятия эври- или стенотрофности характеризуют не столько специализацию видов, сколько широту потенциальной трофической ниши вида. Так, например, у таких видов, как *Antrodia serialis* и *Antrodia sinuosa*, характеризующихся достаточно широким спектром потенциальных субстратов, имеется хорошо выраженная специализация к обитанию на древесине ели и сосны соответственно [28].

Вторая группа видов не столь ярко выражена, как группа высокоспециализированных видов. Это связано с тем, что зачастую состав группы родов, предпочтительно заселяемых этими видами, заметно варьирует по регионам (подробнее этот аспект будет рассмотрен нами позже). К подобным видам, в частности, относятся *Antrodia xantha*, *Gloeoporus dichrous*, *Polyporus arcularius*, *Trichaptum pergamenum*. *Antrodia xantha* в Европе обитает на древесине хвойных, особенно на детрите сосны, лиственницы, реже пихты и ели, значительно реже встречается на древесине лиственных, особенно рода *Salix* [28]. Таким образом, у этого вида выработался как бы «двойной стандарт» по отношению к лиственным и хвойным древесным растениям: из хвойных более предпочтительна древесина сосны, а из лиственных — ивы. *Gloeoporus dichrous* отмечен в Евразии на 22 родах древесных растений (в том числе и на хвойных); наиболее типичным субстратом является древесина берёзы [25, 26, 28]. У *Polyporus arcularius* группа предпочитаемых родов древесных растений достаточно велика (14,3% от общего числа родов древесных растений, на которых отмечен этот вид в Евразии) и включает древесину берёзы, осины, ольхи, клёна. *Trichaptum pergamenum* отмечен в Евразии на древесине 33 родов древесных растений, однако предпочтительным субстратом для этого вида является древесина берёзы.

К этой же группе специализации можно отнести и *Fomes fomentarius*. Это вид-космополит, очень широко распространённый на разных континентах на древесине 22 родов растений. Для этого вида характерны региональные вариации состава группы предпочитаемых субстратов. В Европе трутовик настоящий наиболее часто встречается на древесине берёзы и бука [28]; в России и Средней Азии в число предпочитаемых субстратов помимо берёзы входит древесина родов *Populus* и *Salix*, а также ряда других родов [1, 11, 14, 21].

К третьей категории, категории видов, специализация которых к обитанию на определённом субстрате не выражена, относится большая часть видов ксилотрофных грибов. При этом следует заметить, что правильнее было бы говорить о невыявленности специализации этих видов. Скорее всего, в настоящее время просто не хватает достоверных данных для анализа их специализации или же она сильно варьирует в зависимости от региона исследований.

Второй аспект, характеризующий трофическую нишу видов ксилотрофных базидиомицетов, также позволяет выделить несколько категорий грибов по широте и особенно-

стям спектра заселяемых субстратов. В качестве основы для этого мы используем классификацию, разработанную В. А. Мухиным [10] и в настоящее время достаточно широко применяемую разными авторами [7, 12]. Согласно этой классификации, по отношению к субстрату более или менее явно выделяются две группы видов ксилотрофных базидиомицетов: стенотрофы, которые в пределах всего ареала или на большей его части способны заселять древесину определённого (малого) числа родов древесных растений, и эвритрофы, трофический спектр которых относительно расширен. Эти группы представляют основные, противоположные позиции по отношению к специализации, между которыми находится множество переходных групп.

В качестве основы для распределения видов по группам специализации мы использовали подход, предложенный К. Е. Мурашкинским [8]. Согласно его идее, для каждого вида дереворазрушающих грибов можно выделить ряд групп субстратов: основной род древесных растений; рода, не являющиеся повсеместно обычными; рода, поражаемые случайно. Анализируя данные о находках видов, мы распределяли субстраты, на которых был отмечен каждый из видов, по трём категориям: субстратные преферендумы; обычно заселяемые субстраты; субстраты, заселяемые случайно. В результате анализа представленности каждой из групп в спектре субстратов каждого вида гриба, а также числа субстратов в каждой из групп нами была составлена классификация специализации ксилотрофных грибов.

В Южном Приуралье к числу стенотрофных трутовых грибов относится лишь незначительное число видов (9,9%) [13]: на древесине берёзы — *Inonotus obliquus*, *Piptoporus betulinus*, *Steccherinum murashkinskyi*; на древесине осины — *Inocutis rheades*, *Phellinus tremulae*, *Piptoporus pseudobetulinus*; на древесине дуба — *Daedalea quercina*, *Exidia truncata*, *Fistulina hepatica*, *Fomitoporia robusta*, *Inocutis dryophila*, *Piptoporus quercinus*; на древесине ольхи — *Phellinus alni*, *Pholiota alnicola*; на крушине — *Phellinus rhamnii*; на жимолости — *Phellinus linteus*; на древесине сосны — *Dichomitus squalens*, *Diplomitoporus flavescens*, *Gloeoporus taxicola*, *Porodaedalea pini*.

По большому счёту явление облигатного стенотрофизма как такового вряд ли можно считать характерной чертой ксилотрофных базидиомицетов. Любой вид способен заселять в культуре или в природных условиях древесину некоторого спектра родов древесных растений. Даже такой вид, как *Diplomitoporus flavescens*, который, казалось бы, можно считать одним из наиболее типичных, ярко выраженных стенотрофов, субстратным преферендумом которого является древесина сосны [25, 26, 28], отмечался также на древесине других родов хвойных древесных растений, таких как ель, кедр, пихта, лиственница, можжевельник [1, 10, 16].

Заметим, что одной из наиболее широко распространённых причин «стенотрофизма» ряда видов ксилотрофных грибов является то, что их субстратная принадлежность считается видовым признаком, т.е. их стенотрофизм вытекает из диагноза вида как такового. В частности, это касается таких видов, как *Phellinus alni*, *Phellinus tremulae*, *Piptoporus pseudobetulinus*, *Piptoporus quercinus*, *Piptoporus betulinus*.

Только 13% видов биоты ксилотрофных базидиомицетов Оренбургской области способны разрушать древесину значительного числа родов древесных растений, т.е. являются эвритрофами. К этим видам, в частности, относятся *Bjerkandera adusta*, *Cerrena unicolor*, *Fomes fomentarius*, *Fomitoporia punctata*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma lipsiense*, *Irpex lacteus*, *Steccherinum ochraceum*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. versicolor*.

Это как бы два крайних «полюса» отношений дереворазрушающих грибов к субстрату. При этом можно выделить более дискретные группы видов, занимающих промежуточное положение между двумя этими полюсами. Это эвритрофы второго порядка

(виды, обитающие на древесине или только хвойных, или только лиственных растений), эвритрофы первого порядка (способные заселять древесину как хвойных, так и лиственных растений).

Мерой для определения особенностей спектра субстратов ксилотрофных грибов является его «широта», т.е. количество родов растений, древесина которых разрушается тем или иным видом, а также принадлежность этих родов к голосеменным или покрытосеменным растениям. Наиболее широкий спектр субстратов описывается для *Trametes hirsuta*, *Trametes versicolor*, *Fomitoporia punctata* (древесина 59—60 родов древесных растений). Значительная часть видов способна поселяться на древесине 10—40 родов растений. Лишь 5 видов из числа отмеченных на территории Оренбургской области (*Antrodia macra*, *Phellinus alni*, *Piptoporus betulinus*, *Piptoporus pseudobetulinus* и *Piptoporus quercinus*) встречаются на 1—3 родах древесных растений, т.е. могут считаться стенотрофами.

Гораздо проблематичнее выделение подгрупп внутри группы эвритрофов. Сложность состоит в проведении четкого разграничения между видами с крайне широким трофическим спектром, обитающими на древесине как хвойных, так и лиственных растений, и видами, предпочтительно обитающими на древесине только хвойных или только лиственных растений и встречающимися на других субстратах лишь изредка. Такой вид, как *Fomitopsis pinicola*, достаточно успешно заселяющий как лиственные, так и хвойные субстраты, может быть достаточно уверенно отнесен к эвритрофам первого порядка. *Daedaleopsis tricolor*, обитающий на древесине ивы, ольхи, берёзы, орешника, бука, ясеня, ореха, яблони, сливы, рябины, черемухи, осины и боярышника, но не встречающийся на хвойных, может быть отнесен к эвритрофам второго порядка. Однако к какой группе следует отнести такой вид, как, например, *Abortiporus biennis*? Этот гриб обитает на валежной древесине 20 родов древесных растений, т.е., безусловно, может считаться эвритрофом. В большинстве случаев вид обитает на лиственных, но встречается и на хвойных растениях, таких как пихта и сосна [28]. Исходя из этих данных очень трудно сделать вполне определённый вывод о принадлежности этого вида к эвритрофам первого или второго порядка.

В Южном Приуралье на древесине лиственных деревьев отмечено 86% видов, на древесине хвойных — 29,4% видов грибов. При этом исключительно на древесине лиственных деревьев обитает более 70% видов, а 14% видов встречено только на древесине хвойных. Таким образом, доля эвритрофов второго порядка составляет 84,6%, а доля видов — эвритрофов первого порядка — 15,4%.

Соотнесение двух вышеупомянутых характеристик трофической специализации грибов позволяет выделить некоторые категории, одновременно отражающие и уровень приуроченности данного вида к древесине отдельных родов или группе родов растений, и потенциальный спектр родовой принадлежности деструктурируемой древесины (табл. 1).

Таким образом, к группе эустенотрофов мы относим виды, связанные на большей части своего ареала с древесиной строго определённого рода древесных растений — дуба (*Daedalea quercina*, *Fomitoporia robusta*, *Hymenochaete rubiginosa*, *Inocutis dryophila*, *Piptoporus quercinus*), берёзы (*Daedaleopsis septentrionalis*, *Piptoporus betulinus*), ольхи (*Phellinus alni*), жимолости (*Phellinus linteus*), осины (*Piptoporus pseudobetulinus*). Как видно из приведённых данных, специфичные виды характерны для комплексов разрушителей древесины основных лесобразующих родов древесных растений [18].

Значительно более многочисленная группа — стенотрофы, спектр потенциальных субстратов которых относительно узок и которые при этом проявляют достаточно высокую степень специализации по отношению к древесине одного или нескольких ро-

дов древесных растений. При этом более явно субстратный преферендум выражен у таких видов, как *Climacodon septenterrionalis*, *Daedaleopsis tricolor*, *Dichomitus squalens*, *Diplomitoporus flavescens*, *Fistulina hepatica*, *Inocutis rheades*, *Inonotus obliquus*, *Inonotus radiatus*, *Lentinus cyathiformis*, *Phellinus rimosus*, *Phellinus tremulae*, *Pleurotus calyptratus*, *Postia leucomallella*, *Postia rennyi*, *Skeletocutis amorpha*, *Steccherinum murashkinskyi*, *Trichaptum fuscoviolaceum*. У других видов, в частности *Antrodia macra*, *Laetiporus sulphureus*, *Phellinus rhamni*, *Postia subcaesia*, *Stereum subtomentosum*, источником субстрата является не один, а группа родов древесных растений.

Таблица 1

Классификация типов субстратной специализации ксилотрофных базидиомицетов

ТРОФИЧЕСКИЙ СПЕКТР	СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ		
	Наличие хорошо выраженного рода — субстратного преферендума	Наличие группы родов, являющихся субстратным преферендумом	Субстратный преферендум отсутствует
Имеются только отдельные встречи на древесине других родов	Эустенотрофы	Стенотрофы	—
Есть малочисленные находки на древесине других родов	Стенотрофы	Стенотрофы	—
Спектр широкий, есть специализация или на голосеменных, или на покрытосеменных	Специализированные эвритрофы 2 порядка	Слабоспециализированные эвритрофы 2 порядка	Эвритрофы 2 порядка
Спектр крайне широкий	Специализированные эвритрофы 1 порядка	Слабоспециализированные эвритрофы 2 порядка	Эвритрофы 1 порядка

Выделение других групп видов по отношению к субстрату заметно сложнее и во многом зависит от полноты информации о находках этих видов ксилотрофных грибов в разных регионах. Опираясь на собранные нами данные, мы относим к специализированным эвритрофам второго порядка, т.е. видам, имеющим хорошо выраженный субстратный преферендум, но в то же время характеризующимся широким субстратным спектром (с учётом принадлежности субстрата к голосеменным или покрытосеменным растениям), следующие виды: *Antrodia serialis*, *Antrodia sinuosa*, *Daedaleopsis confragosa*, *Datronia stereoides*, *Lenzites betulinus*, *Oxyporus populinus*, *Polyporus tuberaster*, *Porodaedalea pini*, *Postia fragilis*, *Spongipellis spumeus*, *Trametes ochracea*, *Trichaptum pargamentum*, *Tyromyces chioneus*.

Слабоспециализированные эвритрофы второго порядка — виды со сходными характеристиками субстратного спектра (т.е. заселяющие древесину или только хвойных, или лиственных растений), но преимущественно встречающиеся на древесине некоторой группы родов древесных растений: *Ceriporia purpurea*, *Gloeoporus dichrous*, *Gloeoporus taxicola*, *Fomes fomentarius*, *Pleurotus cornucopiae*, *Polyporus arcularius*, *Steccherinum nitidum*, *Stereum hirsutum*, *Trametes suaveolens*, *Trametes trogii*.

Разумеется, есть и виды, занимающие промежуточное положение между двумя этими группами по особенностям специализации. К ним мы относим *Phellinus igniarius*, *Harpalopilus rutilans*. В отношении этих видов следует заметить, что данные об их субстратной специализации, приводимые в разных источниках, весьма противоречивы и заметно варьируют по регионам. В Европе предпочитаемым субстратом для *Phellinus igniarius* является древесина берёзы, несколько реже вид отмечался на ольхе и иве [28]. Однако иногда наряду с берёзой в качестве предпочитаемых субстратов рассматривается

древесина граба, ивы, клёна [3]; на Урале и в Западной Сибири — осина, ива, рябина [10, 16]. Таким образом, состав группы предпочитаемых субстратов испытывает определённые региональные изменения.

Hapalopilus rutilans — панбореальный вид, достаточно широко распространённый в умеренной зоне северного полушария, а также известный из гор тропической Африки. В центральной и южной Европе наиболее обычным субстратом для этого вида является древесина дуба [22, 28], в то время как в северной Европе он чаще встречается на орешнике и рябине [25, 26]. На территории России, а также в Средней Азии субстратным предпочтением для этого вида является преимущественно древесина берёзы [11, 15, 21]. В Оренбургской области, согласно нашим учётам, наиболее предпочитаемым субстратом является древесина берёзы; несколько реже гриб заселяет древесину дуба и клёна.

Подобное влияние региональных условий не даёт нам возможность обоснованно классифицировать субстратную специализацию данных видов.

К эвритрофам второго порядка мы относим виды, обитающие на древесине или голосеменных, или покрытосеменных растений и, по нашим данным, лишённым специализации по отношению к определённому роду древесных растений. Это весьма многочисленная группа видов, к которой относятся *Abortiporus biennis*, *Bjerkandera adusta*, *Ceriporia reticulata*, *Cerrena unicolor*, *Datronia mollis*, *Flammulina velutipes*, *Fomitoporia punctata*, *Ganoderma lipsiense*, *Hericium coralloides*, *Hymenochaete tabacina*, *Hyphodontia radula*, *Irpex lacteus*, *Lenzites warnieri* и многие другие.

Группа слабоспециализированных эвритрофов второго порядка немногочисленна. К ней мы относим виды, встречающиеся на древесине большого числа родов как хвойных, так и лиственных растений, однако имеющие чётко обозначенную группу преобладающих субстратов (*Antrodia xantha*, *Gloeophyllum sepiarium*).

Только один вид — *Fomitopsis pinicola* — мы можем уверенно отнести к эвритрофам первого порядка, т.е. этот вид демонстрирует наименьшую избирательность по отношению к субстрату. Этот гриб несколько чаще поселяется на валеже и живых хвойных деревьях, но при этом часто встречается и на лиственных. В регионах, где площади хвойных лесов незначительны (как, например, в Оренбургской области), основным субстратом для этого вида является древесина берёзы; также гриб отмечен на валеже ольхи, вяза, клёна, липы, осины, черемухи.

Заметим, что виды, относящиеся к категории специализированных эвритрофов первого порядка, нам выявить не удалось. Причина этого, очевидно, заключается в том, что узкая специализация и крайняя широта спектра — два противоположных аспекта субстратной специализации, которые, естественно, не могут быть реализованы одновременно.

Сравнительный анализ данных о субстратной специализации видов дереворазрушающих грибов в Южном Приуралье и в других регионах показывает, что варьирование этой характеристики по регионам хорошо заметно. Из этого можно сделать вывод, что реализованные трофические ниши видов зачастую зависят не только от набора ферментов. В региональных микобиотах мы видим лишь незначительную часть трофического спектра эвритрофных видов, что является отражением локальных условий среды [12].

Региональное изменение субстратного спектра видов дереворазрушающих грибов вполне закономерно и определяется в первую очередь варьированием характеристик древостоев лесов разных регионов. При этом наблюдается и изменение видового состава древостоев и относительного участия отдельных видов деревьев в древостоях.

Однако некоторые особенности региональных микобиот обусловлены не только спецификой древостоев. Очень часто ксилотрофные грибы демонстрируют заметное

снижение субстратного спектра, не связанное напрямую с отсутствием в древостоях типичных деревьев-хозяев. Так, например, *Abortiporus biennis* в Евразии обитает на валеже 21 рода древесных растений (преимущественно лиственных). Деревья двенадцати из этих родов произрастают в Южном Приуралье (*Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Malus*, *Pinus*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Tilia*, *Ulmus*), однако в Оренбургской области он обнаружен только на древесине осины, берёзы и яблони.

Trametes hirsuta отмечен на 60 родах как хвойных, так и лиственных древесных растений. В Оренбургской области этот вид был отмечен нами на древесине *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Quercus*, *Padus*, *Populus*, *Salix*, *Tilia*, *Ulmus*. Таким образом, реализованный трофический спектр этого вида в лесах региона составляет 15% от потенциального.

Trichaptum pargamentum наиболее часто встречается в европейских странах и в России на валеже берёзы [10, 16, 25, 26, 28]. Кроме того, субстратом для этого вида является ряд других родов лиственных, реже хвойных растений. В Северной Америке и Африке вид отмечен и на ряде других растений. В Оренбургской области трофический спектр этого вида также значительно снижен — он обнаружен только на валеже берёзы и осины.

Таким образом, у этих видов наблюдается существенное сужение спектра заселяемых древесных растений, обусловленное не особенностями ферментативного комплекса этих видов, а, скорее всего, особенностями условий местообитаний.

Одновременно с существенным сужением спектра заселяемых субстратов у ряда видов наблюдается некоторое изменение спектра за счёт заселения этими грибами древесины родов, на которых они ранее (в других регионах) не встречались. На существование этого явления ранее уже указывали некоторые авторы [17]. Основным родом древесных растений для *Inonotus radiatus* в Европе является ольха. При этом в Центральной Европе этот вид также отмечен на пихте [28], на Украине — на древесине бука, в Прикамье — на сосне, в Китае и Узбекистане — на дубе [1].

В европейских странах наиболее характерным субстратом для серно-жёлтого трутовика (*Laetiporus sulphureus*) считается дуб [27]. В других регионах мира вид встречается на древесине других родов растений. В западной части Северной Америки и в Восточной Азии предпочитает древесину хвойных [28], встречаясь на хвойных и в Европе. В Средней Азии гриб встречается преимущественно на тополях, реже на грецком орехе [1, 11]. В некоторых регионах спектр субстратов очень широк — например, в Закарпатье он отмечен на древесине 50 видов древесных растений, включая виды-интродуценты. В Южном Приуралье серно-жёлтый трутовик встречается на пнях и сухостое ивы и дуба.

Даже такой вид, как *Daedalea quercina*, отнесённый нами к эустенотрофам, т.е. наиболее консервативным видам в отношении субстратной специализации, изредка встречается и на других древесных растениях.

В некоторых случаях изменяется не спектр субстратов в целом, а спектр предпочитаемых субстратов. В частности, это касается *Daedaleopsis confragosa*, который в Европе чаще встречается на древесине ивы [28], а в Оренбургской области предпочтительно заселяет древесину берёзы.

В отношении субстратной специализации некоторых видов нам удалось найти достаточно противоречивые данные. По многочисленным литературным данным [10, 11, 21, 28], *Ganoderma lipsiense* предпочтительно заселяет древесину лиственных растений, а на хвойных встречается значительно реже. При этом, согласно монографии «Nordic Macromycetes» [25, 26], в Северной Европе источниками субстрата преимущественно являются хвойные растения.

Опираясь на материалы о спектре субстратов, заселяемых теми или иными дереворазрушающими грибами, мы опирались на данные о субстратной специализации видов

в разных регионах нашей планеты, приведённые в литературных источниках. Мы учитывали, что собранные нами данные не полны и в ряде регионов рассматриваемые виды могут встречаться на древесине других древесных растений, но априори полагали, что большая часть потенциальных субстратов отдельных видов нами была учтена.

Исходя из этой предпосылки, в ряде случаев мы можем говорить о расширении в регионах субстратного спектра некоторых видов ксилотрофных грибов за счёт включения в их субстратные спектры новых родов древесных растений, ранее не учтённых в доступных нам источниках.

По нашим данным, в Оренбургской области впервые были учтены следующие находки видов дереворазрушающих грибов на субстратах: *Irpex lacteus* — яблоня, акация жёлтая; *Lenzites warnierii* — липа; *Oxyporus corticola* — дуб, черёмуха; *Oxyporus obducens* — осина, черёмуха; *Phellinus igniarius* — черёмуха, карагана кустарникова; *Postia sericeomollis* — клён; *Steccherinum ochraceum* — клён, жимолость, крушина, яблоня; *Trametes gibbosa* — черёмуха, сосна; *Trametes suaveolens* — вяз; *Tyromyces chioneus* — вяз; *Phellinus rhamnii* — черёмуха, крушина (обычный субстрат — виды семейства Rhamnaceae).

Субстратная специализация некоторых видов ксилотрофных грибов иногда заметно варьирует и в пределах сравнительно небольших территорий. В данном случае главный фактор, по видимому, — наличие существенных различий в условиях среды на незначительном отрезке широтного или долготного градиента. В частности, в Оренбургской области, на территории которой граничат лесостепная и степная природные зоны и, следовательно, имеется значительное варьирование характеристик местообитаний, у ряда видов также наблюдается изменение субстратной избирательности.

В широтном градиенте, по мере перехода от лесостепных к степным условиям обитания, прослеживается тенденция к сужению спектра древесных растений, заселяемых рядом дереворазрушающих грибов. У некоторых грибов изменяется не только количество субстратов, но и относительная встречаемость на них.

Таким образом, мы видим, что региональное варьирование субстратной специализации является одним из аспектов адаптации отдельных видов и трофической структуры микобиоты в целом к условиям среды.

Список использованной литературы

1. Балтаева Г. М. Трутовые грибы (сем-ва Polyporaceae, Ganodermataceae, Hymenochaetaceae) УзССР // Новости систематики низших растений. 1993. Т. 29. С. 32—36.
2. Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
3. Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР: (Афиллофоровые). Вып. 1. Л. : Наука, 1986. 192 с.
4. Бондарцева М. А., Свищ Л. Г., Балтаева Г. М. Некоторые закономерности распространения трутовых дереворазрушающих грибов // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26, вып. 6. С. 442—447.
5. Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М. : Наука, 1986. 224 с.
6. Гордиенко П. В. Особенности расселения некоторых видов ксилотрофов на субстрате с различными параметрами // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 2. С. 131—134.
7. Кордияко Н. Г. Субстратная специализация ксилотрофных грибов лесных экосистем // Лес, наука, молодежь : сб. материалов междунар. науч. конф. молодых учёных. Гомель, 1999. Т. 2. С. 185—186.
8. Мурашкинский К. Е. Горно-таёжные трутовики // Труды Омского сельскохозяйственного института. 1939. Т. 17. С. 75—108.
9. Мухин В. А. Уровни пищевой специализации и трофические ниши ксилотрофных базидиомицетов // Экология и защита леса. Экология лесных животных. Л., 1986. С. 91—95.
10. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург : Наука, 1993. 231 с.

11. Поспелов А. Г., Запрометов Н. Г., Домашева А. А. Грибная флора Киргизской ССР: (систематическо-видовой состав и географическое распространение). Фрунзе : Изд-во АН Кир. ССР, 1957. Вып. 1. 129 с.
12. Сафонов М. А. Трутовые грибы Оренбургской области. Оренбург : Изд-во ОГПУ, 2000. 152 с.
13. Сафонов М. А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 269 с.
14. Синадский Ю. В. Вредители и болезни пойменных лесов среднего течения Урала // Сообщения лаборатории лесоведения. 1962. Вып. 7, № 1. С. 77—89.
15. Синадский Ю. В. Сосна, ее вредители и болезни. М. : Наука, 1983. 344 с.
16. Степанова Н. Т., Мухин В. А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М. : Наука, 1979. 100 с.
17. Степанова-Картавенко Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала // Тр. ин-та экологии растений и животных. Свердловск : УФАН. 1967. Вып. 50. 296 с.
18. Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М. : Наука, 1992. 221 с.
19. Частухин В. Я. Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах // Почвоведение. 1945. № 2. С. 102—114.
20. Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л. : Наука, 1969. 324 с.
21. Шварцман С. Р. Гетеробазидиальные и автобазидиальные грибы // Флора споровых растений Казахстана. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1964. Т. IV. 714 с.
22. Bernicchia A. Polyporaceae s.l. in Italia. Bologna, 1990. 584 s.
23. Burdon J. J., Thrall P. H. Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations // Am. Nat. 1999. V. 153. P. 515—533.
24. Knogge W. Fungal infection of plants // The Plant Cell. 1996. V. 8. N. 10. P. 1711—1722.
25. Nordic Macromycetes. V. 2: Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales. Gopenhagen : Nordsvamp, 1992. 382 p.
26. Nordic Macromycetes. V. 3: Heterobasidioid, Aphyllophoroid and Gasteromycetoid basidiomycetes. Gopenhagen : Nordsvamp, 1997. P. 383—620.
27. Rune F., Thomsen I. M. Sulphur Polypore (*Laetiporus sulphureus*) on oak and other deciduous trees // Svampe. 2000. V. 41. P. 7—12.
28. Ryvarden L., Gilbertson R. L. The Polyporaceae of Europe. Oslo : Fungiflora, 1992—1994. V. 1—2. 684 p.

Поступила в редакцию 25.06.2013 г.

Сафонов Максим Анатольевич, доктор биологических наук, профессор
Оренбургский государственный педагогический университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Советская, 19
E-mail: safonovmaxim@yandex.ru

UDC 582.284: 574.22

M. A. Safonov

Substrate specificity of wood-destroying fungi and its local variation

The paper discussed the present approaches to the phenomenon of substrate specificity of wood-destroying fungi and gives the evaluation of their objectiveness. It also observes the phenomenon of local specificity as a specific reaction of several types of fungi to the certain environmental conditions.

Key words: wood-destroying fungi, substrate specificity, stenotrophs, eurytrophs, local stenotrophism.

Safonov Maxim Anatolyevich, Doctor of Biological Sciences, Professor
Orenburg State Pedagogical University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Sovetskaya, 19
E-mail: safonovmaxim@yandex.ru